植物分类学报 37(3):269~278(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

葱属薤白的核型分化*

朱世梅 许介眉**
(四川大学生物系 成都 610064)

Karyotypic differentiation in *Allium macrostemon* Bunge

ZHU Shi-Mei XU Jie-Mei
(*Department of Biology, Sichuan University*, Chengdu 610064)

Abstract Based on a karyotypic analysis of 13 populations, the karyotypic differentiation in *Allium macrostemon* Bunge was investigated in this paper. The twelve populations from China were all found to be tetraploids with the chromosome number of 2n=32, while the remaining one from Japan was a pentaploid with 2n=40. In the asymmetry, all the karyotypes belonged to Sebbins' 2A type. Obvious karyotypic differentiation among the populations, which was highlighted by chromosomal aberrations, including mainly pericentric inversion and the Robertsonian or unequal reciprocal translocations, was detected. Hence the karyotype of this species was somewhat polymorphic. The karyotypes of the tetraploid populations fell into two types. One was formulated as 2n=4x=32=26m(2sat)+6sm(2sat). The populations from Huashan, Shangnan, Changchun, and Dujiangyan had this type, though in the population from Dujiangyan a pair of median satellited-chromosomes was found to have changed into subterminal ones. The other was formulated as 2n=4x=32=24m(2sat)+8sm(2sat). The populations from Fengyukou, Dafeishui, Wenchuan, Wuhan, Honghe, Baoxing, Hangzhou and Xiangshan all had this type, but in the three populations from Baoxing, Hangzhou and Xiangshan, a pair of chromosomes had undergone structural aberration. Basically the karyotype of the pentaploid population from Japan fell into the first type, though in it a pair of median chromosomes had been replaced by a pair of submedian ones. Factors which may possibly result in the karyotypic polymorphism, including those of environmental conditions, breeding system and polyploidy, were analyzed. We believe that the diversified habitats might have induced the chromosomal structural aberrations, and the facultative apomictic reproduction and polyploidy might help to surmount the obstacle of reduced fertility and thus maintain chromosomal aberrations in populations. An analysis of the modem distribution pattern shows that Japan may be the differentiation center of *Allium macrostemon*.

Key words *Allium*; *A. macrostemon*; Karyotype; Intraspecific differentiation

摘要 对薤白 *Allium macrostemon* Bunge 的 13 个地方居群进行了核型研究,结果表明,12 个国内居群都为四倍体,2n=4x=32;一个日本居群为五倍体,2n=5x=40。13 个居群的核型类型均属 Stebbins 的 2A 型。薤白种内存在着核型多态性。种内的核型分化与染色体的结构变异有关。主要表现为臂间倒位、罗伯逊易位和或不等相互易位。染色体的结构变异结果导至薤白种内发生明显的核型分化。在 13 个居群中,四倍体居群的核型明显可分为两类。第一类的核型公式为 2n=4x=32=26m(2SAT)+6sm(2SAT),属于该类的有华山居群、商南居群和长春居群。都江堰居群也属该类,但它的一对 m 随体染

* 国家自然科学基金(39670053)和国家教委博士点基金资助项目。
** 通讯联系人。
1998-05-26 收稿,1998-09-06 收修改稿。

色体为一对 st 随体染色体所代替。另一类的核型公式为 2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT),洋峪口居群、大飞水居群、汶川居群、武汉居群和红河居群属于该类。此外,宝兴居群、杭州居群、香山居群也属该类,但它们各有一对染色体发生了结构变异。五倍体日本居群的核型属于第一类型,但有两条 m 染色体为 sm 染色体所代替。最后,对薤白种内核型多态性产生的原因从环境因素,繁育制度和多倍性3个方面进行了分析和讨论。认为不同的生境有利于诱发染色体的结构变异,兼性无融合生殖和多倍性则有利于克服育性降低的障碍和保存在居群中所发生的染色体结构变异。通过对薤白现代分布格局的分析,认为日本应为它的分化中心。

关键词 葱属;薤白;核型;种内分化

薤白 *Allium macrostemon* Bunge 属葱属 *Allium* L. 单生组 Sect. Halostemon,分布于东亚地区。我国除青海和新疆外,各省区均有分布。俄罗斯乌苏里斯克(双城子)、朝鲜及日本亦有分布。除个别地区(云南和西藏)可分布至海拔 3000 m 处外,广泛生长在海拔 1500 m 以下的地区。由于该种主要靠珠芽和小鳞茎进行无性繁殖,在一些地区已成为侵生性很强的农田杂草。国内外不少学者对它作过有关染色体计数、核型和生殖生物学方面的研究(尚宗燕等,1997;张新,陈辰,1993;傅承新,洪德元,1989;Rudyka,1984;Kawano & Nagai,1975;Kurita & Kuroki,1964;Kurita,1953;Katayama,1936;Ono,1935;Morinaga & Fukushima,1931),但未见有关种内核型分化方面的研究报道。本研究的目的是在尽量广泛取样的基础上,探讨薤白在染色体水平上的种内分化问题。

1 材料和方法

为使取样尽量做到具有代表性,我们在北纬 23°30′～44°,东经 103°～130°这个范围内,以居群为单位收集活材料。材料的具体产地见表 1。所收集的 13 个地方居群材料被集中栽培在四川大学生物系实验地里,凭证标本保存在生物系植物标本馆。

从栽培的植株采集根尖,用对二氯苯饱和水溶液在冰箱中预处理 8～9 h,卡诺固定液(冰醋酸:无水乙醇=1:3)中固定 12～14 h,70% 乙醇中保存备用。制片时,根尖经蒸馏水冲洗后,用解离液(无水乙醇:浓盐酸=1:1)在常温下解离 1～3 min,蒸馏水洗净后,用改良石炭酸品红染色,压片,观察。镜检中对染色体分散好的有丝分裂中期细胞拍照,对每个材料至少选 5 个染色体分散好且着丝粒清晰的细胞进行染色体测量。核型分析按 Levan *et al*.(1964)及李懋学和陈瑞阳(1985)确定的方法进行。核型分类按照 Stebbins(1971)的标准。

2 观察结果

薤白的 13 个居群,除日本居群为五倍体(2n=5x=40)外,其余 12 个居群均为四倍体(2n=4x=32)。在 13 个居群中,五倍体具 5 条随体染色体,四倍体具 4 条随体染色体。随体位于短臂上,很小,但仔细观察均可看到。由于随体小,有时因太靠近短臂,或与染色体不在一个视野平面上,故在照片上不能清晰显示全部随体。为保证核型分析时能准确识别随体染色体,先在显微镜下逐条确认,并绘图标出随体染色体,供拍照放大后对照识别用。13 个居群的核型比较见表 1,核型图见图 1～4。

2.1 核型特征 我们的观察结果与 Kurita(1953)的报道有出入。其一是 Kurita 发现产

表1　13个居群的核型比较及材料来源

Table 1　Karyotypic comparison of 13 populations in *Allium macrostemon* Bunge and origin of materials

居群 Population	核型公式 Karyotypic formula	类型 Type	产地 Locality	海拔 Alt. (m)	凭证标本 Voucher
华山 Huashan	2n=4x=32=26m(2SAT)+6sm(2SAT)	2A	陕西，华山 Huashan, Shaanxi	1500	崔铁成 Cui T-C 1408
商南 Shangnan	2n=4x=32=26m(2SAT)+6sm(2SAT)	2A	陕西，商南 Shangnan, Shaanxi	1000	崔铁成 Cui T-C 1907
长春 Changchun	2n=4x=32=26m(2SAT)+6sm(2SAT)	2A	吉林，长春 Changchun, Jilin	300	图力古尔 Tolgol 93-5
都江堰 Dujiangyan	2n=4x=32=24m+6sm(2SAT)+2st(2SAT)	2A	四川，都江堰，新馆山 Xinguanshan, Dujiangyan, Sichuan	700	朱世梅 Zhu S-M 1208
日本 Japan	2n=5x=40=31m(3SAT)+9sm(2SAT)	2A	大阪，兵库县（日本） Hyoho, Osaka (Japan)	90	荻巢树德 93-2
沣峪口 Fengyukou	2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)	2A	陕西，长安，沣峪口 Fengyukou, Changan, Shaanxi	800	朱世梅 Zhu S-M 93-14
大飞水 Dafeishui	2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)	2A	四川，大邑，大飞水 Dafeishui, Dayi, Sichuan	1500	朱世梅 Zhu S-M 1315
汶川 Wenchuan	2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)	2A	四川，汶川，玉龙 Yulong, Wenchuan, Sichuan	1200	许介眉 Xu J-M 93-51
武汉 Wuhan	2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)	2A	湖北，武汉，洪山 Hongshan, Wuhan, Hubei	50	朱世梅 Zhu S-M 93001
红河 Honghe	2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)	2A	云南，红河 Honghe, Yunnan	1800	虞泓 Yu Hong 93-33
宝兴 Baoxing	2n=4x=32=22m+10sm(4SAT)	2A	四川，宝兴，邓池沟 Dengchigou, Baoxing, Sichuan	1000	许介眉 Xu J-M 93-52
杭州 Hangzhou	2n=4x=32=24m(2SAT)+6sm+2st(2SAT)	2A	浙江，杭州，黄龙洞 Huanglongdong, Hangzhou, Zhejiang	90	朱世梅 Zhu S-M 93002
香山 Xiangshan	2n=4x=32=24m(2SAT)+6sm(2SAT)+2st	2A	北京，香山 Xiangshan, Beijing	500	傅德志 Fu D-Z 9301

于日本的四倍体居群有4条J染色体，其中仅一条具随体。五倍体居群中，有5条J染色体，其中也是仅一条具随体。从我们所研究的日本五倍体居群的核型图中（图4:1），可看见有3条m染色体和1条sm染色体清晰具随体，另有1条sm染色体的随体因太靠近短臂而不清晰，但可在短臂的先端见到1个突起的小点。其二，Kurita所研究的两个居群中，除J染色体（四倍体为4条，五倍体为5条）外，其余全为V染色体。而我们的研究结果与其有很大的区别，除随体染色体外，所有居群均具sm染色体，个别居群还具st染色体。若对包括随体染色体在内的全部染色体进行统计，则四倍体有6～10条sm和st染

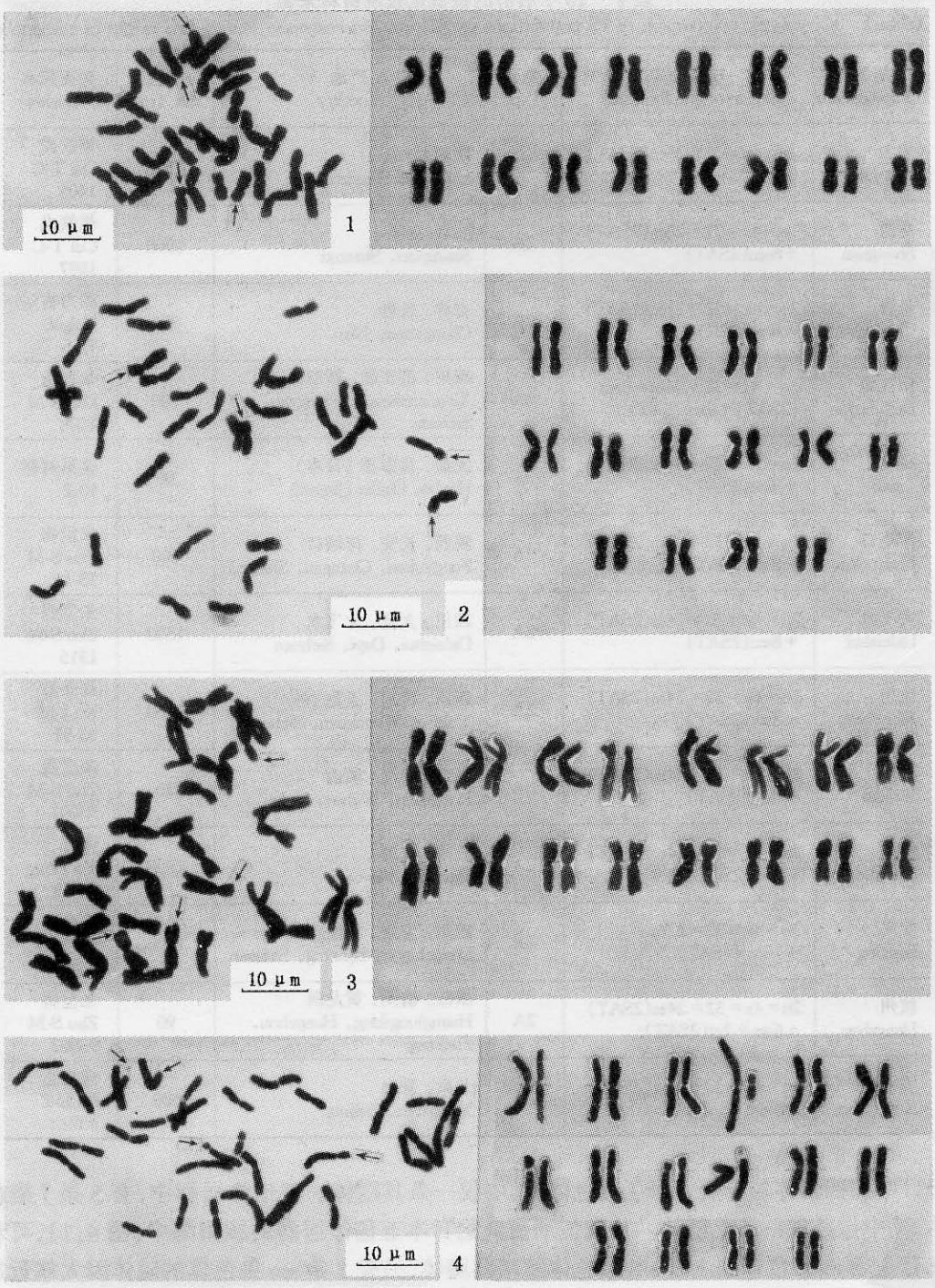

图1 薤白4个居群的核型图(箭头示随体染色体) 1. 华山居群; 2. 商南居群; 3. 长春居群; 4. 都江堰居群。
Fig. 1 Karyograms of 4 populations of *Allium macrostemon* Bunge (The arrow indicates satellited chromosome)
1. Huashan population; 2. Shangnan population; 3. Changchun population; 4. Dujiangyan population.

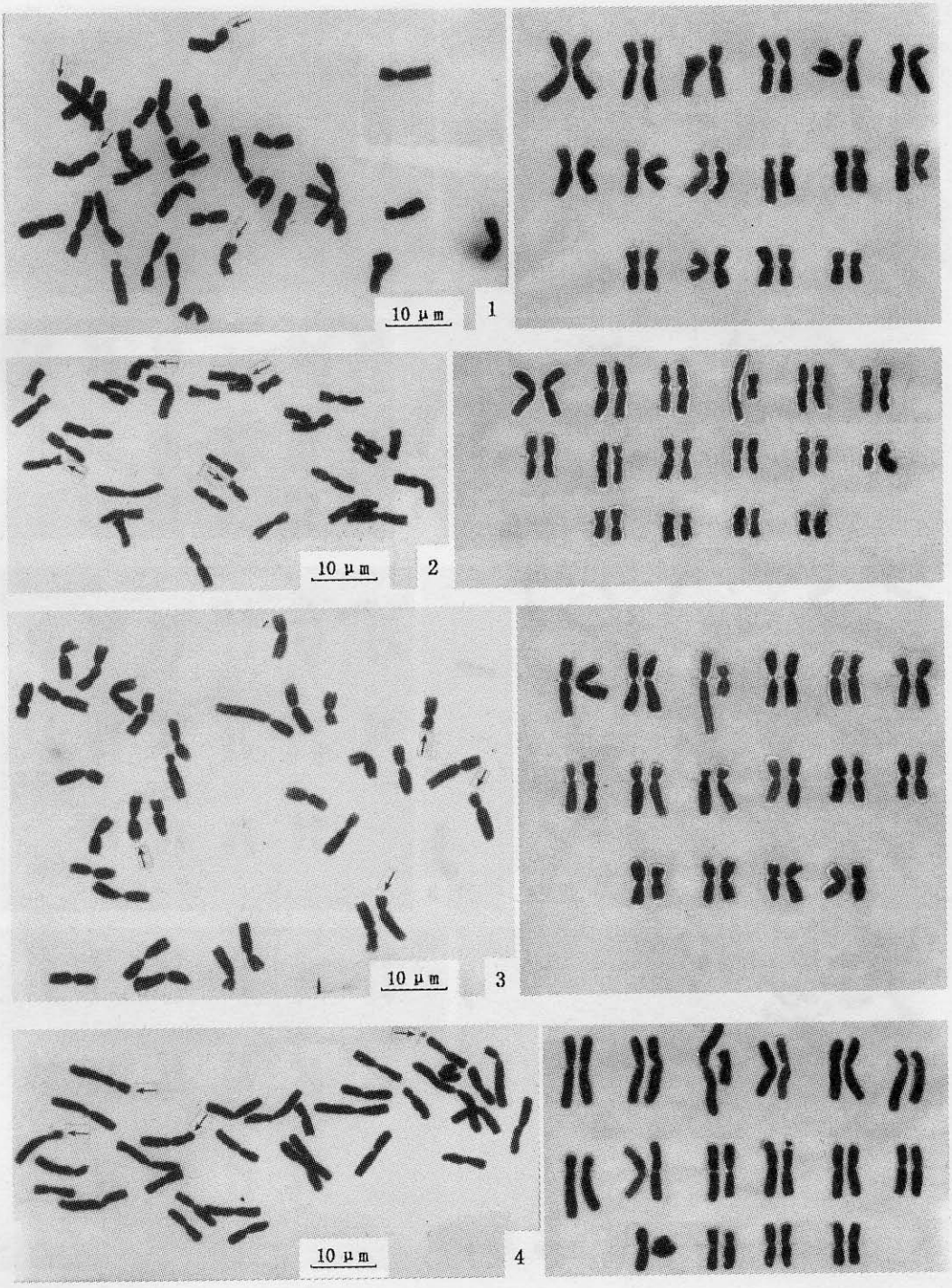

图 2　薤白 4 个居群的核型图(箭头示随体染色体)　1. 沣峪口居群；2. 大飞水居群；3. 汶川居群；4. 武汉居群。
Fig. 2　Karyograms of 4 populations of *Allium macrostemon* Bunge (The arrow indicates satellited chromosome)
1. Fengyukou population; 2. Dafeishui population; 3. Wenchuan population; 4. Wuhan population.

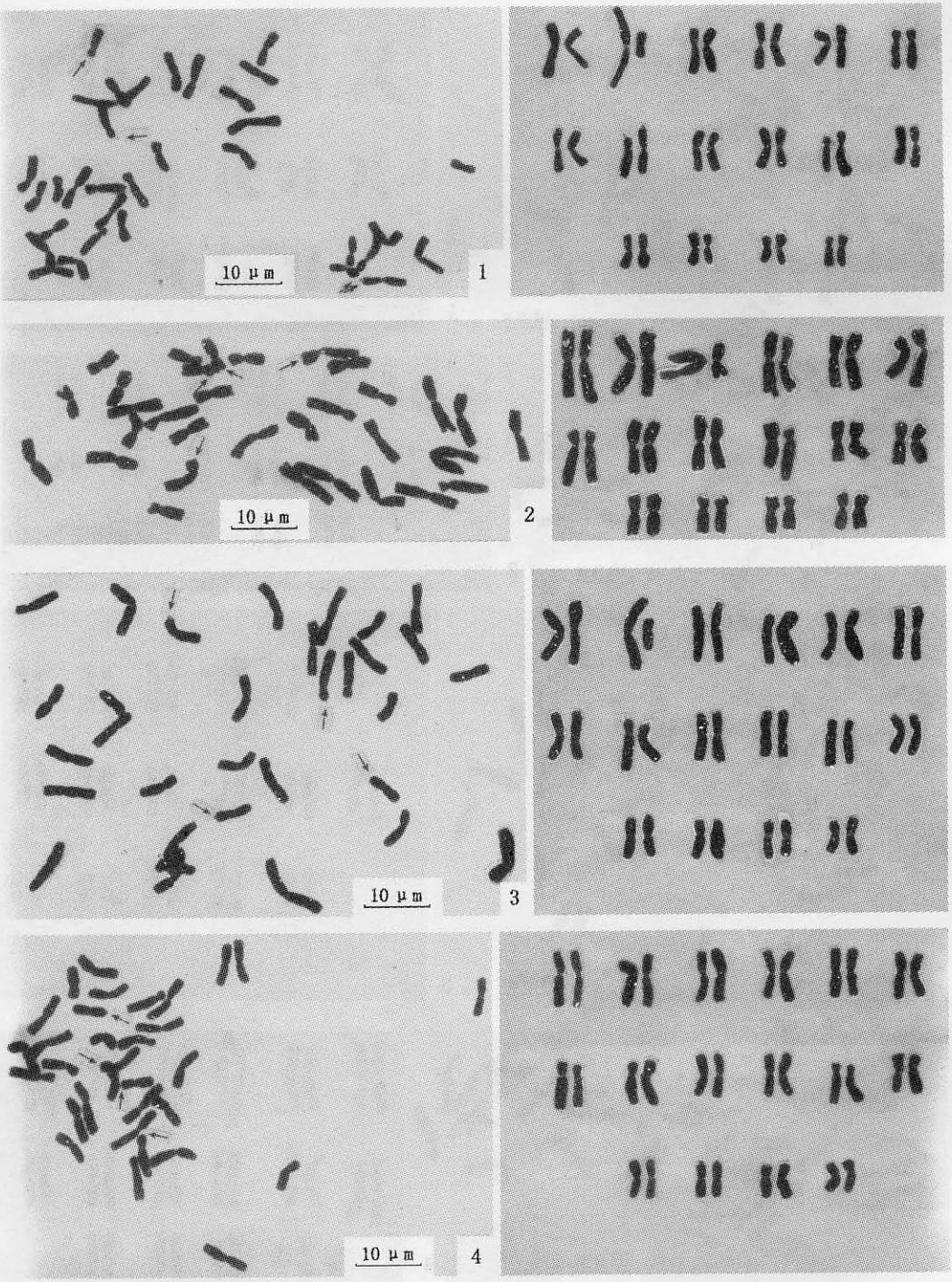

图3 薤白4个居群的核型图(箭头示随体染色体) 1. 红河居群; 2. 宝兴居群; 3. 杭州居群; 4. 香山居群。
Fig. 3 Karyograms of 4 populations of *Allium macrostemon* Bunge (The arrow indicates satellited chromosome) 1. Honghe population; 2. Baoxing population; 3. Hangzhou population; 4. Xiangshan population.

图4　薤白日本居群的核型图(箭头示随体染色体)
Fig. 4　Karyograms of the populations from Japan of *Allium macrostemon* Bunge
(The arrow indicates satellited chromosome)

色体,五倍体有9条sm染色体(见表1和图1～4)。

在13个居群中,四倍体居群的核型可分为两大类(染色体参数见表2)。一是以华山居群为代表,核型公式为2n=4x=32=26m(2SAT)+6sm(2SAT)。属于该类的还有商南居群和长春居群。此外,都江堰居群也属该类,但它的一对m随体染色体为一对st随体染色体所代替,核型公式见表1。另一类以沣峪口居群为代表,核型公式为2n=4x=32=24m(2SAT)+8sm(2SAT)。属于该类的还有大飞水居群、汶川居群、武汉居群和红河居群。此外还有3个居群属于该类,但各有一对染色体发生了变化,核型公式见表1。它们分别是:宝兴居群,它的一对m随体染色体为一对sm随体染色体所代替;杭州居群,它的一对m随体染色体为一对st随体染色体所代替;香山居群,它的一对sm染色体为一对st染色体所代替。五倍体日本居群的核型属于华山居群类型,但有两条m染色体为sm染色体所代替,核型公式见表1。虽然13个居群的核型可分为两大类,但它们都属于Stebbins的2A型。

2.2　染色体的罗伯逊易位　在所观察的13个居群中有8个居群存在罗伯逊易位,它们是都江堰居群、大飞水居群、汶川居群、武汉居群、红河居群、宝兴居群、杭州居群和日本居群(见图1:4. 图2:2～4. 图3:1～3. 图4)。其中从汶川居群(图2:3)可以看出,不仅发生了罗伯逊易位,而且其中一条长的m染色体还发生了臂间不等倒位或染色体内转位(intrachromosomal shift),使它变成了sm染色体。

2.3　随体染色体的杂合性　由于随体染色体便于识别,是研究染色体结构变异的理想材料,不少学者已对葱属植物的随体染色体作过研究(Tzanoudakis,1983; Bothmer,1981,1970; Verma *et al*.,1978; Brat,1965; Levan,1935),发现葱属植物的随体染色体不仅在种间存在形态差异,而且在种内不同居群之间也明显地表现出来,并认为导致随体染色体形态差异的主要原因是染色体的不等臂间倒位或不等相互易位。

在所观察的13个居群中,有9个居群的随体染色体中有一对不同程度地表现出杂合性,而且可明显地分为两类。一类是:一对随体染色体的两条染色体虽然臂比相近,但长度明显不同,如长春居群、沣峪口居群、大飞水居群、汶川居群、武汉居群、宝兴居群和杭州

居群(图 1:3. 图 2:1~4. 图 3:2,3)。另一类是:一对染色体中,两条染色体的长度相近,但臂比明显不同,如都江堰居群和红河居群(图 1:4. 图 3:1)。

表 2 两个居群的染色体参数

Table 2 The parameters of chromosomes of two populations

居群 Population	染色体序号 Chromosome no.	相对长度(%)(长臂+短臂=总长) Relative length (%) (L+S=T)	臂比(长臂/短臂) Arm ratio (L/S)	类型 Type
华山居群 Huashan Population	1	3.17 + 4.51 = 7.68	1.42	m
	2	2.95 + 4.44 = 7.39	1.50	m
	3	3.07 + 4.00 = 7.07	1.30	m
	4	2.23 + 4.68 = 6.91	2.10	sm
	5	3.04 + 3.83 = 6.87	1.26	m
	6	2.73 + 4.02 = 6.75	1.47	m
	7	2.21 + 4.27 = 6.48	1.97	sm
	8	3.02 + 3.35 = 6.37	1.11	m
	9	1.64 + 4.62 = 6.26	2.81	sm*
	10	2.85 + 3.21 = 6.06	1.13	m
	11	2.73 + 3.17 = 5.90	1.16	m
	12	2.47 + 3.30 = 5.77	1.33	m
	13	2.45 + 3.12 = 5.57	1.27	m
	14	2.31 + 2.90 = 5.21	1.26	m*
	15	2.18 + 3.01 = 5.19	1.38	m
	16	2.08 + 2.45 = 4.53	1.18	m
沣峪口居群 Fengyukou Population	1	3.70 + 4.91 = 8.61	1.33	m
	2	3.09 + 4.65 = 7.74	1.50	m
	3	2.53 + 4.89 = 7.42	1.93	sm
	4	3.34 + 4.02 = 7.36	1.20	m
	5	3.35 + 3.85 = 7.20	1.15	m
	6	2.12 + 4.49 = 6.61	2.12	sm
	7	2.78 + 3.56 = 6.34	1.28	m
	8	2.48 + 3.76 = 6.24	1.51	m
	9	1.77 + 4.23 = 6.00	2.39	sm*
	10	1.50 + 4.26 = 5.76	2.84	sm
	11	2.25 + 3.22 = 5.47	1.43	m
	12	2.62 + 2.80 = 5.42	1.07	m*
	13	2.62 + 2.79 = 5.41	1.06	m
	14	2.41 + 2.80 = 5.21	1.16	m
	15	2.11 + 2.85 = 4.96	1.35	m
	16	1.68 + 2.56 = 4.24	1.52	m

* 随体染色体 SAT-chromosome

3 讨 论

3.1 通过对 13 个居群的核型分析,充分显示出薤白种内存在着明显的核型分化。不难看出,造成核型分化的主要原因是染色体的结构变异。我们认为以下 3 方面的因素促进了薤白种内染色体的结构变异,并有利于种内核型分化的发展。

3.1.1 环境因素 Brat(1965)通过对蒜 *Allium sativum* L. 的研究后指出,通常随体染

色体对环境变化比非随体染色体更敏感。Tzanoudakis(1983)认为，染色体结构变异的原因与广布和生境多样性有关。薤白是一个广布种，我们收集的13个居群来自我国东北、华北、西北、西南、华中和华东地区，此外还有一个日本居群。在这样广阔的地理分布区域内，无疑在气候条件、土壤性质等等诸多环境因素方面存在很大的差异。在差异这样明显的生境中，必定有利于诱发薤白染色体发生不同的结构变异。从我们所研究的13个居群中，可看出随体染色体的结构变异非常明显。若仅从随体染色体来统计，13个居群中就有9个发生了结构变异。

3.1.2 繁育制度因素 许多学者认为，当某一类群部分或全部放弃有性生殖后，则整个类群的多态现象将大大增加(史旦宾斯，1963)。史旦宾斯还指出，这种多态现象的成因之一，是无融合系内部发生了染色体与基因变化，其中包括了染色体的结构变异。薤白是一个兼性无融合生殖种，且有性生殖能力极低，几乎只能靠珠芽和小鳞茎进行无性繁殖(Kawano & Nagai，1975)。据我们多年的观察，花序上兼具珠芽的植株基本不能结实，全为花的植株，仅能结出少量的种子，有的甚至不结实。兼性无融合生殖制度，有利于薤白保存居群中所发生的染色体结构变异。即使结构变异会导致育性降低，薤白也可以通过无性繁殖来保持居群的稳定和扩大。

3.1.3 多倍化的作用 多倍体中染色体结构变异的频率可以预料会高于二倍体，因为在四倍体或更高的倍性水平上，各种缺失可由一个正常的染色体组补偿(洪德元，1990)。我们的13个居群全是多倍体，无疑这些居群的多倍性对保存染色体的结构变异起着重要作用。13个居群中，具罗伯逊易位的就有8个，随体染色体发生明显结构变异的居群有9个。如此高的染色体结构变异频率，而且能在居群中得到稳定，正是多倍化为其提供了细胞遗传学基础的结果。我们发现，所有存在结构变异的居群中，都有一对与发生了结构变异的随体染色体相对应的正常随体染色体。存在罗伯逊易位的居群中，也有一对相对应的配对正常的sm染色体(图1～4)。

以上3种因素虽有独自的作用，但薤白染色体结构变异的产生，并能在居群中保存下来，应是3者综合作用的结果。

3.2 种内核型分化趋势

3.2.1 倍性分化 根据我们的研究结果和文献资料(Kawano & Nagai，1975；Kurita & Kuroki，1964；Kurita，1953；Katayama，1936；Ono，1935；Morinaga *et al.*，1931)，薤白种内存在一个由2，3，4，5，6五个倍性组成的多倍体系列。从它的整个分布区域看，在日本，这5个倍性的居群都有。俄罗斯乌苏里斯克(双城子)的居群为四倍体(Rudyka，1984)。分布于我国的薤白有四倍体和五倍体(尚宗燕等，1997；张新，陈辰，1993；傅承新，洪德元，1989)。在13个居群中，日本居群为五倍体，其余12个产于我国的居群全为四倍体。从现有资料看，不同倍性的居群在分布上表现出明显的规律性。仅分布于日本的二倍体和三倍体居群已趋于绝灭(Kurita & Kuroki，1964)。四倍体居群分布最广，从我国一直分布到日本的本州以南地区，最北到了俄罗斯乌苏里斯克(双城子)。五倍体居群的分布要窄得多，主要分布在日本，从北海道西南部到本州的近东部。根据薤白不同倍性居群的分布格局和倍性的不可逆性，我们认为日本应是它的分化中心，并以四倍体为主向外扩散。虽然薤白的四倍体、五倍体和六倍体都有很强的生活力(Kawano & Nagai，1975)，但从它

们的分布看,四倍体明显具更强的扩散能力。在我国,四倍体不仅分布广,而且杂草化的趋势十分明显。

3.2.2 核型对称性的分化 Kurita(1935)对日本居群的研究中发现,四倍体居群中有4条J染色体,五倍体居群中有5条J染色体,其余的全为V染色体。从四倍体居群看,在我国,以华山居群为代表的类型中,有6条sm染色体;以沣峪口居群为代表的类型中,有8条sm染色体。而且在两个基本类型的基础上,还出现了具st染色体的居群。由此可见,薤白核型的对称性发生了明显的分化,伴随它从分布中心向外扩散,不对称性也随之增强。联系到居群中高频率的染色体结构变异,以及它的广域分布和对受干扰生境很强的侵生力,我们认为薤白是一个正处于分化和发展中的物种。

致谢 本项研究得到了获巢树德、傅德志、张跃进、崔铁成、图力古尔和虞泓诸位先生在实验材料的提供和采集方面的大力帮助,在此一并致谢。

参 考 文 献

史旦宾斯 G L著, 复旦大学遗传学研究所译, 1963. 植物的变异和进化. 上海: 上海科学技术出版社

李懋学, 陈瑞阳, 1985. 关于植物核型分析的标准化问题. 武汉植物学研究, 3(4): 297~302

张新, 陈辰, 1993. 葱属8个野生种的染色体研究. 中国植物学会六十周年年会学术报告及论文摘要汇编. 北京: 科学出版社

尚宗燕, 李汝娟, 崔铁成, 许介眉, 1997. 八种国产葱属植物染色体研究. 植物分类学报, 35(5): 434~444

洪德元, 1990. 植物细胞分类学. 北京: 科学出版社

傅承新, 洪德元, 1989. 百合科细胞分类学研究 —— (2)浙江产8属8种的染色体数目和核型报道. 植物分类学报, 27(6): 439~450

Bothmer R von, 1970. Cytological studies in *Allium*. Ⅰ. Chromosome numbers and morphology in sect. Allium from Greece. Bot Notiser, 123: 519~551

Bothmer R von, 1981. Karyotype variation in *Allium commutatum*. Pl Syst Evol, 140: 179~189

Brat S V, 1965. Genetic systems in *Allium* Ⅰ. Chromosome variation. Chromosoma (Berl), 16: 486~499

Katayama Y, 1936. Chromosome studies in some *Allium*. J Coll Agric Imp Univ Tokyo, 13(5): 431~441

Kawano S, Nagai Y, 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants Ⅰ. Life history strategies of three *Allium* species in Japan. Bot Mag(Tokyo), 88: 281~318

Kurita M, 1953. Further note on the karyotypes of *Allium*. Mem Ehime Univ Sect Ⅱ, 1: 369~378

Kurita M, Kuroki Y, 1964. Polyploidy and distribution of *Allium grayi*. Mem Ehime Univ Sect Ⅱ Ser B, 3: 37~45

Levan A, 1935. Cytological studies in *Allium* Ⅵ. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20(2~3): 289~330

Levan A, Fredga K, Sandberg A A, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 53: 201~220

Morinaga T, Fukushima E, 1931. Chromosome numbers of cultivated plants Ⅲ. Bot Mag Tokyo, 45: 140~145

Ono Y, 1935. Chromosome numbers in *Allium*. Jpn J Genet, 11(1): 238~243

Rudyka Z G, 1984. Chromosome numbers in vascular plants from the southern part of the Soviet Far East. Bot Zhurn(Leningrad), 69(12): 1699~1700

Stebbins G L, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold Ltd

Tzanoudakis D, 1983. Karyotypes of ten taxa of *Allium* sect. Scorodon from Greece. Caryologia, 36(3): 259~284

Verma S C, Mittal R K, 1978. Chromosome variation in the common garlic, *Allium sativum* L. Cytologia (Tokyo), 43(2):383~396